

COMMENTAIRES A PROPOS DE LA DISTINCTION DES STADES ET
DES PHASES DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE CHEZ
LES ARAIGNÉES.

Par Max VACHON.

Les travaux traitant du développement post-embryonnaire des Araignées sont nombreux et les divers auteurs utilisant soit la morphologie, soit la biologie ou même les données de la croissance, décrivent souvent les mêmes formes sous des noms différents : jeunes, nymphes, stades incomplets..., etc. Parmi tous ces travaux, deux, à notre avis, font date, ceux de P. BONNET (1930) et A. HOLM (1940)¹ parce qu'ils ont à leur publication fait le point de la question des diverses étapes du développement. C'est en partant de ces deux importants mémoires que nous avons entrepris, depuis plus de dix ans, l'élevage d'Araignées afin de compléter les données fournies par ces auteurs et de comparer le développement de ces animaux à celui des autres Arachnides et des Arthropodes à développement discontinu. La note suivante résume une partie de nos conclusions, lesquelles feront l'objet d'un mémoire ultérieur plus important.

LES STADES ET LES STASES.

Le critère qui permet la division du développement en étapes successives est très précis, c'est celui de la mue au cours de laquelle le phénomène le plus frappant est le rejet d'une cuticule. Et si, avec A. HOLM, nous admettons que le rejet de la cuticule blastodermique, laquelle porte la dent d'éclosion, est une véritable mue, nous avons en moyenne chez une *Agelenidae* commune : *Coelotes terrestris* (Wid.) constaté 11 mues et donc 12 étapes qui correspondent au maximum possible de périodes dont on peut, grâce aux mues, diviser le développement. Ces étapes, les plus courtes, sont appelées *stades*, terme courant dont il nous faut cependant souligner le sens : celui de ne s'appliquer qu'à une durée : LE STADE EST DONC, AU COURS DU DÉVELOPPEMENT, LE TEMPS QUI SÉPARE DEUX REJETS DE CUTICULE, DEUX MUES CONSÉCUTIVES.

Le terme de stade étant défini, le nombre des stades précisé chez

1. BONNET (P.), *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* (1930), t. 39, fasc. 2, p. 237-700.
HOLM (A.), *Zool. Bidr. Uppsala* (1940), t. 19, p. 1-214.

cette Araignée, il importait, à notre avis, de désigner l'animal qui vit durant chaque stade et que l'on peut décrire, figurer et dont les caractéristiques morphologiques, physiologiques, doivent être inventoriées. Nous utilisons un terme créé en Acarologie par F. GRANDJEAN¹, celui de *stase*. LA STASE EST L'ANIMAL QUI NE VIT QU'UN STADE et dont la vie débute par une mue et se termine par une autre. Les termes de stades et de stases sont très généraux dans leur définition et s'appliquent à n'importe quelle forme et à n'importe quelle durée du développement pourvu que toutes deux débutent et se terminent par une mue. Chez *Coelotes terrestris*, nous dirons donc que le développement s'accomplit en 12 stades et voit l'apparition de 12 stases successives.

LES PHASES : LARVAIRE, NYMPHAIRE ET ADULTE.

Les diverses mues qui jalonnent le développement, bien que correspondant toutes à un même phénomène pour l'ensemble de l'animal : rejet d'une cuticule, n'ont cependant point la même valeur. La 3^e mue, par exemple, agit sur une stase immobile, sans organes sensoriels, sans filières, ne se nourrissant pas ; elle transforme cet organisme en une stase mobile qui capture ses proies, se nourrit, file, a de nombreux organes des sens ; cette mue amène, à vrai dire, une métamorphose. Par contre, la 4^e mue (et les suivantes jusqu'à la 10^e) n'apporte, dans la morphologie de la stase, que peu de modifications et cela fait que toutes ces petites Araignées se ressemblent beaucoup mais diffèrent nettement de la 3^e stase. Il paraît donc nécessaire et logique de grouper en un seul terme, toutes les stases (et par cela même les stades) qui se ressemblent et ainsi réduire en nombre et les formes et les étapes du développement. D'ailleurs ceci est courant chez d'autres Arthropodes à développement discontinu et les diverses formes, qui correspondent d'ailleurs à un nombre variable de stases, ont, par exemple, chez les Crustacés des noms devenus classiques : nauplius, métanauplius, protozoé, zoé..., etc... De tels termes ne conviennent qu'aux Crustacés et pour les Araignées nous proposons d'en utiliser d'autres qui ont déjà cours en Arachnologie et notamment ceux de larves et de nymphes². Il est, certes, difficile de donner une définition précise de termes qui s'appliquent à un groupe de stases mais, et c'est là l'intérêt de ces distinctions, il s'agit de dégager l'architecture essentielle du développe-

1. *C. R. Acad. Sc.* (1938), t. 206, p. 146.

2. Les termes de larves, de nymphes, telles que nous les envisageons, ne s'appliquent peut-être pas aux formes que les Entomologistes nomment ainsi chez les Insectes. Mais cela ne paraît pas un inconvénient grave car il est impossible de choisir des termes convenant à l'ensemble des Arthropodes à développement discontinu et le moment n'est pas encore venu de comparer le développement post-embryonnaire des Arachnides et celui des Insectes.

ment post-embryonnaire dans sa durée et dans ses formes ; il ne peut être question de définitions précises mais de données générales.

Larves. — Lorsque l'embryon éclôt, c'est-à-dire que s'effectue, par rupture de la cuticule blastodermique, la première mue du développement post-embryonnaire, la première stase formée est toujours immobile ou remue à peine et son organisation est telle qu'elle ne peut se nourrir, ne pouvant ni capturer ses proies, ni filer et n'ayant point d'organes sensoriels différenciés. Cet état d'imperfection et que A. HOLM, avec juste raison, qualifie de « stade incomplet », ne cesse pas avec la seconde et même la troisième mue ; aussi, appellerons-nous *larves* les 1^{re}, 2^e et 3^e stases qui, toutes, ne vivent qu'au dépens des réserves d'origine ovulaire ou maternelle qu'elles possèdent. Ces stases larvaires dont le nombre peut varier avec le genre ou la famille sont de deux sortes : les prélarves et la larve. Alors que la *larve proprement dite* a déjà l'allure d'une petite Araignée avec son céphalothorax en prolongement de l'abdomen, ses pattes ambulatoires étalées latéralement et munies d'une petite griffe, la (ou les) *prélarves* est d'allure fœtale, avec son céphalothorax rabattu à angle droit sur l'abdomen, ses pattes collées au corps et privées de griffes. Chez *Coelotes terrestris*, il y a deux prélarves et une larve.

Nymphes. — La nymphe est une stase mobile ayant des organes sensoriels bien développés, des filières, des glandes venimeuses fonctionnelles ; elle peut donc capturer ses proies, s'en nourrir et, de ce fait, avoir une vie active propre. Les nymphes ressemblent beaucoup à l'adulte, taille mise à part, et ne s'en distinguent que par leurs organes reproducteurs incomplètement formés et l'absence de caractères sexuels secondaires, signes de maturité. Il y a, chez *Coelotes terrestris*, 7 ou 8 nymphes qui diffèrent par de légers mais précis détails morphologiques. P. BONNET les appelle 1^{er}, 2^e... 8^e âge et A. HOLM, « stades complets ».

Adultes. — Comme nous le disions ci-dessus, il n'y a que fort peu de différences entre la dernière nymphe et la stase qui lui succède si ce n'est l'existence d'organes génitaux fonctionnels et, ce qui est plus spectaculaire, la présence de caractères sexuels secondaires visibles, morphologiquement très repérables. Bien qu'il n'y ait, en général, qu'une stase adulte chez les Araignées, de rares exemples cependant confirment qu'il peut y avoir plusieurs stases adultes, donc plusieurs stades dans cette phase, par suite de l'existence de mues post-nuptiales.

En résumé, une fois le développement embryonnaire terminé, il y a, chez les Araignées, succession d'un certain nombre de stades, une douzaine chez *Coelotes terrestris* par exemple, qui sont représentés chacun par une stase particulière et morphologiquement définissable. On peut cependant, par de larges caractères communs,

classer ces stades en *trois phases* : larvaire, nymphaire, et adulte ou de maturité et ces stades en : larves, nymphes et adultes. Il y a, chez *Coelotes terrestris*, au cours du développement post-embryonnaire, *une phase larvaire avec deux stades prélarvaires et un larvaire, une phase nymphaire avec 8 ou 9 stades nymphaires et une phase adulte avec un seul stade.*

VALEUR MORPHOGÉNÉTIQUE ET PHYLOGÉNÉTIQUE DES STADES
ET DES PHASES.

Le développement post-embryonnaire des Araignées est discontinu et à chaque changement de stade, à chaque mue, l'organisme se complète ; on peut dire que chaque stade est à un niveau d'organisation plus élevé que la stade précédente et possède en elle un potentiel morphogénétique nouveau et supérieur à celui de sa précédente stade. Mais comme nous le soulignons au début de cette note, les changements morphologiques n'ont pas, à chaque crise, à chaque mue, la même valeur. Les crises qui accompagnent les changements de phase provoquent plus de modifications que celles qui se déroulent lors des changements de stades : les phases représentent des « étapes » plus importantes dans la vie de l'animal que les stades.

Si les phases, que les changements morphologiques permettent de distinguer, existent réellement, on doit les détecter par d'autres voies de recherches que celles de la morphogénèse. Et c'est alors qu'il nous faudrait parler des phases et des étapes que reconnaissent les Biométriciens étudiant la croissance. C'est un sujet que nous ne pouvons discuter en cette note préliminaire ; nous ne ferons que le signaler et dire combien grande est la complexité des rapports entre morphogénèse et croissance. De plus, il nous faut aussi souligner que chaque organe, chaque élément d'organe a, tant au point de vue croissance qu'au point de vue morphogénèse, une autonomie et un rythme propre. De même qu'il existe une croissance globale découlant de croissances élémentaires, il faut imaginer une morphogénèse globale, résultante de multiples morphogénèses élémentaires. À chaque changement de stade, un certain nombre d'organes, ou de parties d'organes, se modifient ; à chaque changement de phase il en est de même, mais le nombre et l'importance des éléments variants est plus élevé et cela donne aux changements de phase une valeur, un taux morphogénétique de tout premier plan. C'est pourquoi la distinction de phases au cours du développement post-embryonnaire n'est pas une simple question de mots ; c'est par comparaison des phases, et non des stades, que bien des problèmes d'anatomie et de morphologie comparées en définitive de phylogénie, pourront être élucidés et nous en sommes convaincus en ce qui concerne les Arachnides.